

A doktori értekezés tézisei

Konzisztens és plasztikus viselkedés vizsgálata a rizikóvállalás szempontjából egy természetes populációban

Jablonszky Mónika

2019

Témavezető: Garamszegi László Zsolt DSc., kutatóprofesszor

Biológia Doktori Iskola, vezető: Erdei Anna DSc., MTA rendes tagja, egyetemi tanár

Zootaxonómia, állatökológia, hidrobiológia program, programvezető: Török János DSc.,
egyetemi tanár

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Állatrendszertani és Ökológiai
Tanszék, Viselkedésökológiai Csoport

Bevezetés

Az egyedek folytonosan változó környezetre adott válaszában fontos szerepet játszik a viselkedés plasztikussága, mégis, számos állatfajban kimutatták már az időben és kontextusok között konzisztens egyedi viselkedésbeli különbségek meglétét (Réale et al. 2007; Rudin and Briffa 2012; Verdolin and Harper 2013). A viselkedési jellegek konzisztenciáját okozhatják belső tényezők (pl.: genetikai, hormonális hatások, trade-off-ok mentén hozott döntések). Azonban egyedek közti különbségek kialakulhatnak úgy is, hogy az egyedek nem véletlenszerűen használják a környezetet, tehát a mérési környezet az egyedek között konzisztensen különbözhet, ami a pseudo-repetabilitás jelenségéhez vezethet (Nakagawa and Schielzeth 2010; Dingemanse and Dochtermann 2013). A konzisztencia nemcsak az egyes viselkedési bélyegekből, hanem viselkedési bélyegek között (Verbeek et al. 1996; Sih et al. 2004), viselkedési bélyegek és az életmenet (Ricklefs and Wikelski 2002; Réale et al. 2010), illetve ökológiai folyamatok (Cote et al. 2010) viszonylatában is megjelenhet. Azonban a konzisztencia mellett a viselkedés plasztikussága, az egyeden belüli variancia is jelentős, mely megszabja, hogy a folyton változó környezetre mennyire rugalmasan tud válaszolni az egyed. Általában a konzisztencia és a plasztikusság egyaránt szerepet játszik a viselkedési válasz alakításában, azonban annak a kérdésnek a megválaszolása, hogy melyik mekkora mértékben, és mitől függően van jelen, még további kutatást kíván.

Közvetlen veszélyt hordozó szituációban, vagyis amelyben az egyed predációs veszélynek, betegségeknek vagy megnövekedett fiziológiai költségeknek van kitéve, az állatok a veszély elkerülésének költsége és az aktuális cselekvés folytatásának nyeresége közötti trade-off-fal kerülnek szembe (Lima and Dill 1990). Az ilyen helyzetekben hozott döntést az egyed rizikóvállalása határozza meg. A rizikóvállalás sok kontextusban megjelenhet, például egy ragadozó előli menekülésben, az életmenet trade-off-ok megoldásában (például a rizikóvállalásnak tekinthető egyedek többet fektetnek a jelen szaporodásba) és ökológiai folyamatok során is (például a diszperzióban, mivel az új területekre történő diszperzió potenciális veszélyeket rejt magában). Az egyedek inherensen különböznek abban, hogy veszély jelenlétében milyen döntést hoznak, és ez egy olyan belső hajtóerő lehet, amely a viselkedésekben konzisztenciát generálhat, illetve a viselkedések és más, életmenet vagy ökológiai jellegek között korrelációkat hozhat létre (Cote et al. 2010; Réale et al. 2010). Azonban keveset tudunk arról, hogy a rizikóvállalás okozta konzisztencia

pontosan milyen viselkedésekben, illetve milyen szerveződési szinteken nyilvánul meg, és hogy ezekben az összefüggésekben az egyed egyéb tulajdonságai, illetve a pszeudo-konzisztenciát generáló, külső, környezeti tényezők milyen szerepet játszanak.

Célkitűzések

Dolgozatom célja volt feltárni egy vadon élő örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) populációban a viselkedési konzisztencia jelenlétét több szinten, és megvizsgálni, hogy a rizikóvállalás lehet-e az a belső faktor, amely ezeket létrehozza vagy inkább külső tényezők befolyásolják ezeket a folyamatokat, ami pszeudo-konzisztenciát eredményez.

1) E célból megvizsgáltam egyes viselkedési bélyegek és a menekülési képesség még nem ismert repetabilitását, konzisztenciájuk mértékét, ha volt rá lehetőség, több időbeli skálán is.

2) Egy másik célom volt annak megállapítása, hogy az egyes viselkedési változókat milyen külső és belső tényezők befolyásolják. Ennek a célkitűzésnek a részeként megvizsgáltam, hogy a menekülési képesség, az egyedek morfológiája, illetve a mérés időpontja hozzájárul-e a ragadozó-elkerülő viselkedés mértékének meghatározásához.

3) Dolgozatom célja volt az is hogy megállapítsam, közös faktor húzódik-e a populációban mért rizikóvállalást tükröző ragadozó-elkerülő viselkedések háttérében, aminek eredményeként korrelációkat várunk ezek között a jellegek között. Vagy, ha a mérés helye, illetve ideje befolyásolja őket inkább, pszeudo-szindróma alakul ki az időben és térben egymáshoz közel, hasonló körülmények között mért viselkedési jellegek között.

4) A konzisztencia magasabb hierarchikus szinteken való jelenlétének megállapításához megvizsgáltam, van-e korrelációs struktúra a ragadozó-elkerülő viselkedés, a túlélés és a szaporodási befektetés között az örvös légykapók vadon élő populációjában. A pszeudo-konzisztencia vizsgálata érdekében teszteltem a kondíció potenciális hatását a szindróma szerkezetére. A szindróma szerkezete évek között változhat a szintén változó környezeti körülmények hatására, így megvizsgáltam a korrelációk évek közötti alakulását is.

5) A ragadozó-elkerülő viselkedés és a diszperzió közötti kapcsolatot is megvizsgáltam, mivel a konzisztencia a viselkedések és az ökológiai folyamatok közötti szindrómában is megmutatkozhat.

Módszerek

A kutatás helyszíne egy Pilis-Visegrádi hegységben elhelyezkedő odútelep volt, ahol örvös légykapókat, költöző, odúköltő madarakat vizsgáltunk. A 2007 és 2017 közötti időszakban mértük a madarak viselkedési jellegeit (az udvarlás alatt idegen tárgy elkerülést, agressziót, menekülést kiváltó távolságot („Flight Initiation Distance”, FID), egy kültéri rőpdében leszállási latenciát, a különböző fákra történő leszállások és a rőpde negyedei közötti átlépések számát, általános viselkedést, illetve menekülési képességet, a fiókanevelési időszakban pedig ragadozó modell kitétele utáni visszatérési latenciát és a rőpdében mért változókat), morfológiai adatokat vettünk fel róluk, illetve követtük a szezon során a szaporodási sikerüket és megfigyeltük, hogy visszatérnek-e a kutatási területre a következő évben. A madarak diszperzióját is számszerűsítettem, a gyűrűzési adataink alapján immigráns illetve rezidens kategóriába soroltam őket, illetve megállapítottam két egymást követő évben a költésük helyének távolságát.

A mért viselkedési változók közül a FID, a visszatérési latencia és a rőpdében mért leszállási latencia ragadozó-elkerülő viselkedésnek tekinthető, ezek állnak dolgozatom középpontjában. Sok állatfajban a ragadozó-elkerülő viselkedés általánosan elterjedt mérőszáma a FID, vagyis az a távolság, ahonnan az egyed egy potenciális ragadozó (egy kutató) közelítésekor elkezdi menekülni (Blumstein 2006; Garamszegi et al. 2008). A fiókanevelési időszakban a ragadozó-elkerülő viselkedést egy kitömött bagoly modell jelenléte okozta potenciálisan veszélyes szituáció után az etetés újratekintésének latenciájával becsültük. A rőpdében számszerűsítettük az első fára leszállás latenciáját, mely azt írja le, hogy az egyed mikor fejezi be a menekülést egy potenciális ragadozó elől és kezdi el kihasználni az új környezet által nyújtott lehetőségeket

A statisztikai elemzés során a repetabilitást általában lineáris vagy általánosított lineáris kevert modellek (Linear -, Generalized Linear Mixed Model, LMM, GLMM) segítségével számoltam ki, ahogy a menekülési képesség morfológiai és egyéb kontrollváltozókkal, illetve a FID-dal való kapcsolatának vizsgálatához is ilyen modelleket használtam. Spearman-féle korrelációt és strukturális egyenlet modelleket (SEM) használtam a viselkedési változók közötti kapcsolatok vizsgálatához. A SEM modelleket a FID és az életmenet jellegek közötti összefüggések elemzésénél is alkalmaztam, míg ezeknek a kapcsolatoknak az évek közötti alakulását metaanalízis segítségével vizsgáltam. A ragadozó-

elkerülő viselkedések és a diszperzió közötti potenciális kapcsolatot pedig LMM és GLMM modellekkel vizsgáltam.

Eredmények

- A menekülési képesség napon belül szignifikánsan repetábilis volt, azonban hosszabb időtávon nem. Hasonló mintázatot találtam a röpdében mért viselkedési jellegek közül a leszállási latenciában, az ágakra ülések számában és a röpdé negyedek közötti átlépések számában is. Tehát összességében a repetabilitással kapcsolatos eredményeim azt sugallják, hogy a bélyegek konzisztenciája rövidebb időintervallumban kifejezettebb.

- Mind a menekülési képesség, mind a röpdé negyedek közötti átlépések száma lecsökkent az udvarlási időszakról a fiókanevelési időszakra, és ez egy kondícióbeli változással párosult. A FID nőtt a korral, és egyéves madarakban negatív kapcsolatban állt a menekülési képességgel. A menekülési képesség és a fiókák etetésekor mért ragadozó modell kitétele utáni visszatérési latencia között nem találtam szignifikáns összefüggést. A viselkedés mérésével való tapasztalat egyik változót sem befolyásolta.

- Az egyed territóriumán, illetve a röpdében mért viselkedési változók külön csoportosultak, tehát a viselkedési változók a mérési környezetnek megfelelően váltak szét. A legerősebb kapcsolat a röpdében mért ágakra ülések száma és a negyedek közötti átlépések száma között volt ($r_{sp} = 0,721$), a többi korreláció ennél jóval gyengébbnek bizonyult ($r_{sp} = -0,330 - 0,346$).

- Pozitív kapcsolatot találtam a FID és a következő évi túlélés, illetve a túlélés és a gyűrűzött fiókák száma között. Az eredmények az egyedek kondíciójára történő kontrollálás után sem változtak. A korrelációkat évek között vizsgálva megállapítottam, hogy ugyanabba az irányba mutatnak, mint az általános elemzés során, bár alacsonyak, és kicsi a heterogenitásuk. Tehát a populációban jelen van egy szindróma az életmenet és a ragadozó-elkerülő viselkedés között, de a kapcsolatok gyengék.

- A leszállási latencia összefüggött a diszperzióval, a hamarabb leszálló madarak között több volt a rezidens és közelebb költöttek az előző évi odújukhoz. A FID is kapcsolatban állt a diszperziós státusszal (az immigráns madarak kevésbé kerültek el a potenciális ragadozót), de a költési távolsággal nem függött össze. Tehát mindkét vizsgált

viselkedési változó kapcsolatot mutatott a diszperziós státusszal, de ezeknek a kapcsolatoknak az iránya ellentétes volt.

Következtetések

Eredményeim a ragadozó-elkerülő viselkedés és az egyed számára ismeretlen, mesterséges környezetben mért viselkedések ökológiájával kapcsolatos több kérdésnek a megválaszolásához is hozzájárulnak. Egy vadon élő populációban konzisztenciát mutattam ki különböző szinteken, úgymint az egyes viselkedési változók szintjén, viselkedési változók közötti, illetve a viselkedés és az életmenet, valamint ökológiai folyamatok közötti szindrómában is. Több szinten is a rizikóvállalás lehet egy potenciális belső háttértényező, amely a konzisztenciát generálja.

Mind a menekülési képesség, mind a röpdében mért viselkedési bélyegek magas repetabilitást mutattak napon belül, de ez lecsökkent hosszabb időtartamot figyelembe véve, igazolva, hogy ezek a viselkedési jelegek legalább rövidtávon egyedspecifikusak.

Hosszabb távon, valószínűleg a megváltozó külső és belső körülmények (valószínűleg a menekülési képesség esetében a kondíció) hatására plasztikusan válaszoltak az egyedek. A menekülési képesség fiatal, tapasztalatlan egyedekben negatív kapcsolatban állt a FID-del, ami befolyásolhatja a terepen mért ragadozó-elkerülő viselkedés értelmezését, mivel a látszólag ugyanolyan rizikóvállalású madarak közül a jobb menekülési képességű valójában kevesebb rizikót vállal. Ezenkívül a FID nőtt a korrallal, a viselkedési jeleget valószínűleg a megszerzett tapasztalatok befolyásolták. Az idősebb madaraknak tehát kifejezettebb volt a ragadozó-elkerülő viselkedése és ez lehet a magyarázat arra is, hogy csak az egyéves egyedekben találtam összefüggést a menekülési képesség és a ragadozó-elkerülő viselkedés között.

A madarak territóriumán, illetve a röpdében mért viselkedések a mérés körülményeitől függően váltak szét két csoportra, vagyis valószínűleg pseudo-szindrómát alkotnak, bár a viselkedések közötti korrelációk egy kivétellel nem voltak magasnak mondhatók. Ez az eredményem is kiemeli a konzisztens viselkedési jelegek mérésekor a kontextus fontosságát, és a viselkedési jelegek közötti korrelációk értelmezésének nehézségét (Carter et al. 2013).

Eredményeim alapján a ragadozó-elkerülő viselkedés pozitív kapcsolatban áll a túléléssel, viszont a jelen szaporodási befektetéssel csak gyenge összefüggést tudtam kimutatni. A következő évi túlélés és a szaporodási befektetés között is pozitív összefüggést találtam, feltehetően valamilyen egyedek közt változó forrásszerzéssel kapcsolatos tényező (pl.: terület-minőség) hatására. Fenti eredményeim alapján a vizsgált örvös légykapó populációban konzisztens szindróma van a ragadozó-elkerülés és az életmenet között. Ezt támasztja alá, hogy nem találtam sem kondíciófüggést, sem szignifikáns mértékű évek közötti heterogenitást a szindróma jelenlétét jelző korrelációkban, amelyek pseudo-szindrómára utaltak volna. Azonban a számos mechanizmus közül, melyek az egyes változók közötti összefüggéseket okozhatták, több is a környezet vagy az egyedi kondíció egyedek közötti különbségén alapul, tehát nem zárható ki a pseudo-konzisztencia jelenléte sem (van Noordwijk and de Jong 1986; Barber and Dingemanse 2010).

A diszperzió különböző térbeli skálákon is kapcsolatban állt a röpdében mért viselkedések közül az első fára leszállás latenciájával, és a FID is kapcsolatban állt a diszperzióval nagyobb skálán, azonban a röpdében mért viselkedéssel ellentétes irányú volt ez a kapcsolat. Tehát ezek a viselkedési bélyegek a diszperziós szindróma fontos elemének tűnnek a populációnkban, azonban eredményeim felhívják a figyelmet arra is, hogy a hasonló stimulusra (itt potenciális veszélyre) adott viselkedési reakciók a viselkedések mérésének pontos kontextusától függően más ökológiai jelentőséggel bírhatnak.

Összességében eredményeim arra engednek következtetni, hogy a vizsgált populációban több szinten is jelen van a konzisztencia, azonban fontos felmérni a konzisztens viselkedési jellegekben potenciálisan pseudo-konzisztenciát generáló külső és belső tényezőket. Továbbá, ezek a viselkedési jellegek kapcsolatban állhatnak a diszperzióval és a fitnessen keresztül a populációdinamikával, és így akár a mikroevolúciós folyamatokra is befolyást gyakorolhatnak.

A tézisek alapjául szolgáló közlemények:

Jablonszky M, Szász E, Krenhardt K, Markó G, Hegyi G, Herényi M, Laczi M, Nagy G, Rosivall B, Szöllősi E, Török J, Garamszegi LZ (2018) Unravelling the relationships between life history, behaviour and condition under the pace-of-life syndromes hypothesis using long-term data from a wild bird. *Behav Ecol Sociobiol* 72:52

Jablonszky M, Szász E, Markó G, Török J, Herczeg G, Garamszegi LZ (2017) Escape ability and risk-taking behaviour in a Hungarian population of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). Behav Ecol Sociobiol 71:54

Egyéb közlemények:

Jablonszky M, Krenhardt K, Markó G, Szász E, Hegyi G, Herényi M, Laczi M, Nagy G, Rosivall B, Török J, Garamszegi LZ (2018) Az örvös légykapó (*Ficedula albicollis*) mesterséges környezetben mutatott viselkedésének biológiai relevanciája: konzisztens egyedi különbségek és diszperziós mintázatok. Paper presented at the XX. Magyar Etológus Konferencia, Cluj Napoca, Romania, 2018.11.23-25

Jablonszky M, Szász E, Krenhardt K, Markó G, Hegyi G, Herényi M, Laczi M, Nagy G, Rosivall B, Szöllősi E, Török J, Garamszegi LZ (2018) Year-dependent relationship between risk-taking, survival to the next year and current reproductive investment in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). Oral presentation at the Annual meeting of the Society for Experimental Biology, Florence, Italy, 2018.07.3-6.

Jablonszky M, Krenhardt K, Szász E, Hegyi G, Laczi M, Nagy G, Rosivall B, Török J, Garamszegi LZ (2016) Kockázatvállalás és fitness kapcsolatának vizsgálata örvös légykapón (*Ficedula albicollis*): térben és időben változó „Pace of life szindrómák”. Paper presented at the XVIII. Magyar Etológus Konferencia, Debrecen, Hungary, 2016.12.02-04.

Jablonszky M, Markó G, Szász E, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ (2015) Escape ability and risk-taking behaviour in a Hungarian population of the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). In: Graduate meeting “Studying animal behaviour in the field”, Grünau im Almtal, Austria, 17.09. 2015a. p 15

Jablonszky M, Markó G, Szász E, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ (2015) Menekülési képesség és kockázatvállaló viselkedés vizsgálata az örvös légykapónál. In: A Magyar Etológiai Társaság XVII. Kongresszusa, Dobogókő, Hungary, 2015.11.27 2015b. p 28

Krenhardt K, Markó G, Jablonszky M, Török J, Garamszegi LZ (2018) Kontextus függő kockázatvállalás az örvös légykapónál (*Ficedula albicollis*). Paper presented at the XX. Magyar Etológus Konferencia, Cluj Napoca, Romania, 2018.11.23-25

Krenhardt K, Markó G, Szász E, Jablonszky M, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ (2016) A test Krenhardt K, Markó G, Szász E, Jablonszky M, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ (2016) A test on within-individual changes in risk-taking behaviour due to experience to predation in the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*). Ornis Hungarica 24:115-127

Krenhardt K, Markó G, Szász E, Jablonszky M, Zsebők S, Török J, Garamszegi LZ
 (2015) Egyedi tapasztalat által vezérelt személyiség kialakulása az örvös légykapónál
 (*Ficedula albicollis*). In: A Magyar Etológiai Társaság XVII. Kongresszusa, Dobogókő,
 Hungary, 2015.11.27 2015. p 32

Irodalomjegyzék

- Barber I, Dingemanse NJ (2010) Parasitism and the evolutionary ecology of animal personality. *Philos T Roy Soc B* 365:4077-4088
- Blumstein DT (2006) Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Anim Behav* 71:389-399
- Carter AJ, Feeney WE, Marshall HH, Cowlshaw G, Heinsohn R (2013) Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biol Rev* 88:465-475
- Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S, Sih A (2010) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 365:4065-4076
- Dingemanse NJ, Dochtermann NA (2013) Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *J Anim Ecol* 82:39-54
- Garamszegi LZ, Eens M, Török J (2008) Birds reveal their personality when singing. *PLoS ONE* 3:e2647
- Lima SL, Dill LM (1990) Behavioral decisions made under the risk of predation - A review and prospectus. *Can J Zool* 68:619-640
- Nakagawa S, Schielzeth H (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biol Rev* 85:935-956
- Réale D, Garant D, Humphries MM, Bergeron P, Careau V, Montiglio P-O (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philos T Roy Soc B* 365:4051-4063
- Réale D, Reader SM, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291-318
- Ricklefs RE, Wikelski M (2002) The physiology/life-history nexus. *Trends Ecol Evol* 17:462-468
- Rudin FS, Briffa M (2012) Is boldness a resource-holding potential trait? Fighting prowess and changes in startle response in the sea anemone, *Actinia equina*. *Proc R Soc Lond B* 279:1904-1910
- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79:241-277
- van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am Nat* 128:137-142
- Verbeek MEM, Boon A, Drent PJ (1996) Exploration, aggressive behavior and dominance in pair-wise confrontations of juvenile male great tits. *Behaviour* 133:945-963
- Verdolin JL, Harper J (2013) Are shy individuals less behaviorally variable? Insights from a captive population of mouse lemurs. *Primates* 54:309-314